Œcol. Plant., 1975, **10** (4), 309-330

Recherches sur les écosystèmes des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau

VI. — Influence tardive du clairiérage sur les humus

A. FAILLE *

RÉSUMÉ

L'influence à long terme du clairiérage sur les humus apparaît liée à la nature même de ceux-ci et à la strate herbacée qu'ils sont susceptibles de supporter.

Dans le *mull*, à recouvrement herbacé important, après l'accroissement précoce du taux de matière organique et de l'activité biologique, on assiste à une diminution des substrats aisément métabolisables. Cependant la minéralisation de l'azote *in situ* est encore activée, le rapport C/N nettement moindre que sous futaie et le pH plus élevé : l'humus est nettement amélioré.

Dans le *moder*, où la couverture herbacée demeure longtemps modeste, le clairiérage a conduit très tôt à une réduction du taux de matière organique et des substrats métabolisables ainsi que de l'activité biologique. L'évolution se poursuit lentement dans le même sens en l'absence d'une couverture herbacée importante. Le développement de *Calamagrostis epigeios* qui peut survenir après quelques années évite l'accroissement du rapport C/N et assure le maintien de la réserve d'azote métabolisable tout en activant la minéralisation de cet élément.

SUMMARY

The long-term influence of glading on the soil humus types appears related to their nature and to the herbaceous layer they may support.

In the *mull*, with a conspicuous herb layer, a decrease in the easily decomposable substrates follows an early increase in organic matter content and biological activity. However, the *in situ* mineralization is still more active the C/N ratio clearly lower than under timber tree forest and the pH higher : the humus is clearly improved.

In the *moder*, where the herb layer long remains discrete, the establishment of glades has led early to a reduction in the rate of organic matter and of the decomposable substrates as well as in the biological activity. In the absence of a conspicuous herb layer the evolution continues slowly alike. The development of *Calamagrostis epigeios*, which may take place after a couple of years, avoids the increase in C/N ratio and ensures the preservation of the metabolizable nitrogen stock, yet activates the mineralization of this element.

* Laboratoire d'Écologie Végétale, Université de Paris-Sud, 91405 Orsay.

ZUSAMMENFASSUNG

Der langfristige Einfluss einer Lichtung auf die Bodenhumusarten erscheint an deren Natur und an die Krautschicht die sie tragen können gebunden.

Im *Mull*, vorwiegend mit Gräsern besetzt, findet nach einer frühzeitigen Zunahme des Gehaltes an organischen Stoffen und der biologischen Aktivität eine Verminderung der leicht metabolisierbaren Substrate statt. Die Mineralisierung des Stickstoffes *in situ* ist jedoch noch aktiviert, die C/N-Rate merklich niedriger als unter Hochwald und der pH höher : der Humus erscheint deutlich verbessert.

Im *Moder*, wo die Krautschicht lange spärlich verbleibt, hat eine Lichtung sehr frühzeitig zu einer Abnahme des Gehaltes an organischen Stoffen und der metabolisierbaren Substrate gleichwie der biologischen Aktivität geführt. In Abwesenheit einer beachtlichen Krautschicht schreitet die Evolution langsam im selben Sinne voran. Die Entwicklung von *Calamagrostis epigeios*, die nach einigen Jahren stattfinden kann, vermeidet eine Steigerung der C/N-Rate und sichert den Bestand der metabolisierbaren Stickstoffreserven während die Mineralisation dieses Elementes aktiviert ist.

INTRODUCTION

Dans un précédent travail (Faille, 1975) nous tentions de dégager les effets à court terme du clairiérage sur deux types d'humus des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. Il nous était apparu qu'après une courte période d'active minéralisation, l'évolution se poursuivait dans des sens différents sur *mull* et sur *moder*. Dans le premier type d'humus, la strate herbacée se développait abondamment et l'activité biologique se maintenait à un niveau élevé, entraînant une amélioration des caractères chimiques. Dans le second type, où le couvert herbacé demeurait faible, nous observions une diminution du taux de matière organique et une réduction de l'activité; on pouvait alors prévoir, en accord avec Duchaufour (1953) une acidification de l'humus et un accroissement des processus de dégradation.

quel sens à "dégradation" ?

Nous nous proposons ici, en comparant quelques caractères chimiques et biologiques des humus en clairières anciennes et sous vieille futaie, d'essayer de dégager les effets à long terme du clairiérage. Nous tentons en outre de préciser le rôle de la strate herbacée en étudiant, sur un des types de sols, des clairières diversement enherbées.

CARACTÈRES ÉTUDIÉS ET MÉTHODES

Notre attention étant plus particulièrement portée sur l'activité biologique des humus, nous avons retenu, pour caractériser ceux-ci, les grandeurs les plus aisément mesurables, permettant de nombreuses répétitions : taux de matière organique, pH et rapport C/N.

— La teneur en matière organique a été évaluée directement par la perte au feu, méthode à laquelle se prêtent bien les sols étudiés, très pauvres en argile et sans carbonates.

Nous avons répété les mesures avec une fréquence suffisante (toutes les trois semaines) pour permettre une évaluation précise de la moyenne annuelle du caractère et en suivre les variations.

— Le pH fut déterminé toutes les six semaines au potentiomètre sur des suspensions 1 : 1 de terre dans de l'eau distillée.

— L'azote total (Kjeldahl) a également été mesuré toutes les six semaines, d'une part, pour y rapporter les quantités minéralisées, d'autre part afin de suivre les variations qualitatives de la matière organique de manière plus aisée et plus sûre que par une évaluation périodique du rapport C/N, En effet, le dosage du carbone organique par la méthode Anne s'avère parfois peu précis, Nous donnerons cependant une valeur du rapport C/N pour chacune des stations étudiées; la mesure en a été effectuée une fois, en début de saison.

L'activité biologique des humus a été caractérisée par la minéralisation du carbone et par celle des composés azotés.

La minéralisation du carbone a été suivie par le dégagement de gaz carbonique en atmosphère confinée périodiquement renouvelée : des échantillons de 50 g de terre, amenés à une humidité correspondant à pF 3 étaient placés dans des bocaux d'un litre hermétiquement fermés et maintenus en étuve à 28°C. Le CO_2, fixé par de la soude N/5, fut mesuré toutes les semaines en dosant l'excès de NaOH par HCl, en présence de thymolphtaléïne.

La minéralisation des composés azotés a été étudiée d'une part, en conditions contrôlées, d'autre part en conditions naturelles :

— Dans le premier cas des échantillons de sol de 100 g, ont été mis à incuber en étuve à 28°C. La terre était placée dans des fioles Erlenmeyer de 500 cm_3 hermétiquement fermées de manière à maintenir l'humidité constante (correspondant à pF 3), l'atmosphère des fioles fut renouvelée deux fois par semaine par un jet d'air comprimé. Nous avons préféré cette manière d'opérer à celle, précédemment utilisée, qui consistait à assurer une aération continue en fermant les fioles par un tampon de coton. Un bouchage hermétique évite, en effet, d'avoir à réhumidifier la terre et assure, de ce fait, des conditions hydriques plus homogènes. Une expérience de contrôle, réalisée en répartissant une terre homogénéisée en deux séries parallèles (l'une avec aération continue, l'autre avec aération périodique), a montré que l'écart entre les moyennes des deux séries était inférieur à 0,5 % de leur valeur et que l'erreur standard de la moyenne était moindre dans le cas de l'aération périodique.

— *In situ* la minéralisation de l'azote a été suivie, selon la méthode utilisée par LEMEE (1967), en enfonçant dans le sol, jusqu'à ce que leur fond affleure la surface de l'horizon A_1, des boîtes cylindriques d'un volume de 1 l.

Dans tous les cas l'azote minéral ($N.NH_4$ et $N.NO_3$) fut dosé, avant et après incubation, selon la méthode de DROUINEAU et GOUNY (1947).

Les différentes activités ont été suivies tout au long de l'année, sans interruption, par périodes de six semaines.

Chaque échantillon de terre utilisé pour les dosages et les incubations devant être représentatif de l'ensemble de sa station d'origine. une étude préliminaire d'échantillonnage s'avérait nécessaire. Elle a été réalisée pour un des caractères les plus variables dans l'espace, le taux de matière organique, en modifiant le nombre de prélèvements et la taille de chacun d'eux. L'analyse statistique des résultats a montré que douze prélèvements, effectués à l'aide de boîtes cylindriques de 78,5 cm^2 de surface et régulièrement répartis sur toute l'aire de chaque station, permettaient d'obtenir une moyenne du taux de matière organique dont l'intervalle de confiance n'excède pas 10 % de sa valeur. La terre fut donc

ainsi prélevée toutes les six semaines dans toute l'épaisseur de l'horizon A_1 puis mélangée, homogénéisée et tamisée à 2 mm, cependant que douze boîtes identiques étaient laissées en place pour les incubations *in situ.*

PRÉSENTATION DES STATIONS

Trois groupements floristiques en rapport avec trois types de sols ont été décrits dans les réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau (LEMEE, 1966). Nous avons retenu deux d'entre eux afin de comparer les caractères des humus sous vieilles futaies et dans des clairières dont l'ouverture remontait à plus de cinq ans.

Sur sol lessivé, où l'association végétale se rattache à l'alliance de l'*Asperulo Fagion,* l'humus est du type *mull* acide. Nous y avons choisi trois stations différant par leurs conditions d'exposition : Futaie, clairière constamment ombragée et clairière recevant le rayonnement solaire direct pendant une partie de la journée.

Sur néopodzol, le groupement floristique peut être rapporté au *Luzulo Fagion* et l'humus est un *moder.* Nous avons retenu là cinq stations correspondant aux trois conditions d'exposition envisagées ci-dessus et, en situation ensoleillée, à différents couverts herbacés : espèces silvatiques lâches, espèces silvatiques denses, espèce héliophile dense (*Calamagrostis epigeios*).

Le tableau I résume les principaux caractères de la végétation et des humus des huit stations.

L'activité biologique du sol étant largement tributaire de la température et de l'humidité, ces deux facteurs ont été suivis régulièrement tout au long de l'année dans chacune des huit stations.

Les températures extrêmes ont été relevées toutes les semaines à 1 cm sous la surface de l'horizon A_1. L'abondance des données ainsi recueillies a permis de comparer statistiquement les différentes stations pour chacune des deux grandes périodes de végétation : phénophases feuillée et défeuillée. Le tableau II donne les moyennes thermiques aux deux périodes.

En phénophase feuillée, l'échauffement fut minimum dans les stations de futaie et dans la clairière ombragée à *moder,* maximum en situations ensoleillées, à l'exception de la station à Calamagrostis qui occupa, avec la clairière ombragée à *mull,* une position intermédiaire. Durant la même période, les températures minimales étaient significativement plus élevées dans les trois clairières ensoleillées à *moder* que dans les autres stations. En phénophase défeuillée l'échauffement de l'humus fut comparable dans toutes les stations, alors que la moyenne des minima était significativement plus élevée dans la clairière ensoleillée à couvert faible (sur *moder*) que partout ailleurs.

L'humidité édaphique a été évaluée pondéralement. Cette méthode sûre et précise est, par contre, extrêmement destructrice, aussi, n'avons-nous effectué

TABLEAU I

Caractères généraux de la végétation et des humus des stations étudiées

STATIONS		VÉGÉTATION : Recouvrement	VÉGÉTATION : Espèces dominantes — Coefficient d'abondance - dominance et de sociabilité		HUMUS* : Mat. Organ. (%)	HUMUS* : N total (‰ mat. organ.)	HUMUS* : C/N	HUMUS* : pH
MULL	Futaie	·70 %	Brachypodium silvaticum Melica uniflora	2.3 3.3	3,9	30,2	16	4,8
MULL	Clairière ombragée	100 %	Brachypodium silvaticum Melica uniflora	5.5 3.3	4,2	31,1	15	4,5
MULL	Clairière ombragée	80 %	Brachypodium silvaticum Melica uniflora Poa nemoralis	2.3 2.2 2.3	4,8	31,5	14	5,3
MODER	Futaie	5 %	Fagus silvatica (germ.) Polytrichum formosum	2.1 1.2	7,5	29,1	18	3,9
MODER	Clairière ombragée	75 %	Polytrichum formosum	4.3	8,3	26,4	20	4,0
MODER	Clairières ensoleillées : Couvert faible	40 %	Polytrichum formosum Carex pilulifera	2.3 3.3	6,4	26,5	20	4,0
MODER	Clairières ensoleillées : Couvert dense (espèces silvatiques)	90 %	Polytrichum formosum Carex pilulifera Festuca heterophylla	3.3 3.3 2.3	10,7	25,1	21	4,1
MODER	Clairières ensoleillées : Couvert dense (Calamagrostis)	100 %	Calamagrostis epigeios	5.5	5,9	29,1	18	4,2

* Les valeurs représentent : pour la matière organique la moyenne de 15 mesures, pour N total et le pH la moyenne de 8 mesures, pour le C/N le résultat d'une mesure effectuée en début de saison.

TABLEAU II

Conditions microclimatiques des humus

Températures : moyennes des valeurs extrêmes relevées toutes les semaines à 1 cm sous la surface de l'horizon A_1.
Humidités : moyennes des valeurs obtenues pondéralement toutes les six semaines dans l'ensemble de l'horizon A_1.

STATIONS			TEMPÉRATURES				HUMIDITÉS		
			Phénophase feuillée		Phénophase défeuillée		à pF_3	minimum (Octobre)	maximum (Février)
			minimum	maximum	minimum	maximum			
MULL		Futaie	10,3	16,9$^+$	3,6	10,6	20,7	16,8	22,4
		Clairière ombragée	10,6	19,1°	3,8	12,3	21,2	12,7	22,6
		Clairière ensoleillée	10,5	21,7	4,0	12,2	18,9	4,8	24,6
MODER		Futaie	10,7	16,6$^+$	4,3	10,4	31,8	18,8	33,7
		Clairière ombragée	9,9	17,6$^+$	3,5	10,8	31,4	13,2	48,6
	Clairières ensoleillées	Couvert faible	11,6$^+$	22,3	4,9$^+$	12,1	26,2	9,4	33,9
		Espèces silvatiques denses	11,6$^+$	21,9	4,1	12,0	36,1	29,9	44,5
		Calamagrostis	11,3$^+$	20,0°	4,1	11,0	24,6	22,2	33,0

Nota : Les signes placés en exposant des valeurs de température permettent de regrouper les stations statistiquement comparables pour une grandeur et une période donnée : sont affectées d'un même signe ou laissées sans signe les stations que l'analyse de variance n'a pas révélées différentes au seuil de probabilité de 95 %. On voit que les stations ne se différencient guère qu'en phénophase feuillée.

les mesures que toutes les six semaines, à l'occasion des prélèvements pour incubations. Le nombre de données ainsi obtenues n'a permis qu'une analyse globale pour l'ensemble de l'année.

Ainsi qu'on peut le voir sur le tableau II, le *mull* contenait toujours moins d'eau que le *moder*, ce qui est probablement lié à sa plus faible teneur en matière organique.

Dans le premier type d'humus aucune différence significative n'existait entre les stations. Dans le *moder* l'exposition ne semble pas non plus avoir eu d'influence : la teneur en eau n'était statistiquement différente ni entre l'ensemble des clairières et la futaie, ni entre les clairières ensoleillées et la clairière ombragée. Par contre l'humidité fut en moyenne plus élevée dans les clairières à couvert dense et, dans celles-ci, plus élevée sous les espèces silvatiques que sous *Calamagrostis*, ce qui peut être dû aux différences de teneur en matière organique.

RÉSULTATS

A. Caractères chimiques des humus

Nous avons indiqué, dans le tableau I, les valeurs des principaux caractères chimiques des humus : taux de matière organique, teneur en azote, pH et rapport C/N.

1. *Taux de matière organique*

L'analyse statistique des données obtenues toutes les trois semaines a été conduite selon les méthodes de l'analyse de variance et du test de Tuckey.

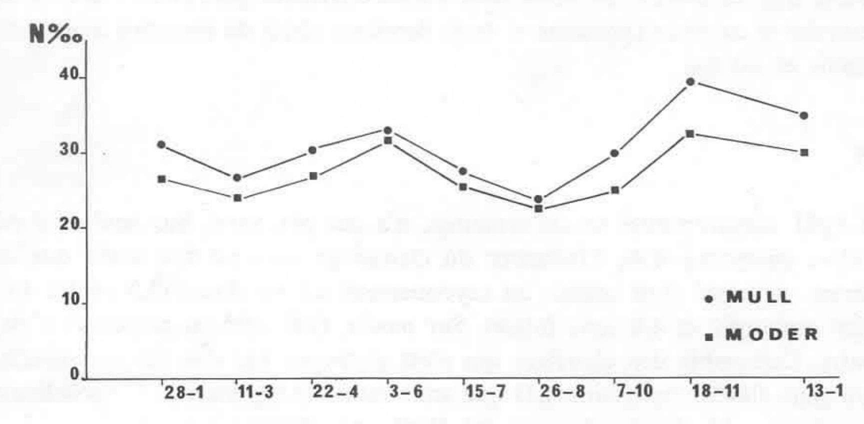


Fig. 1. — Variation saisonnière de la teneur en azote de la matière organique au cours de l'année 1971.

Les deux types d'humus se différenciaient de manière classique par leurs moyennes : 4,3 % dans le *mull* contre 7,7 % dans le *moder*. Ils se distinguaient également par la variabilité entre stations : celles-ci n'apparaissaient pas statistiquement différentes sur *mull* alors qu'elles l'étaient sur *moder*.

2. *Teneur en azote total*

L'évolution de la matière organique dans le sol est, en grande partie, conditionnée par sa teneur en azote, aussi avons-nous périodiquement évalué celle-ci en rapportant à la matière organique les taux d'azote mesurés dans les humus.

Les moyennes annuelles de chaque station (tableau I) distinguent nettement les deux types d'humus, la différence entre le *mull* (30,9 ‰ en moyenne pour les trois

stations) et le *moder* (27,2 $^{0}/_{00}$) est significative au seuil de probabilité de 99 %. Si l'exposition ne semble pas avoir d'influence sur *mull*, elle pourrait avoir entraîné un appauvrissement en azote du *moder* (26,3 $^{0}/_{00}$ dans les clairières contre 29,1 $^{0}/_{00}$ sous futaie); cependant le taux se maintenait sous *Calamagrostis*.

Les teneurs en N total ont varié au cours de l'année, de manière assez régulière et synchrone entre les différentes stations pour que cette variation apparaisse hautement significative à l'analyse statistique. On peut donc y voir une évolution saisonnière avec deux maximums très nets : le premier se situe début juin et le second en novembre. Les courbes de la figure 1 qui traduisent cette variation saisonnière, montrent en outre que la différence entre les deux types d'humus était maximim en hiver et minimum en été. Cette variation saisonnière de la différence entre les deux humus peut être testée statistiquement en comparant, pour chaque période, l'écart entre leurs moyennes à la plus petite différence significative; on voit alors que les teneurs en azote sont significativement plus élevées dans le *mull* en automne et en hiver (première et trois dernières séries de mesures) mais non au printemps et en été.

3. *pH*

Le pH, mesuré toutes les six semaines, n'a que peu varié. Sur *mull* où il est le plus élevé (moyenne 4,9), l'influence du clairiérage ne s'est fait sentir que dans la mesure où le sol était soumis au rayonnement solaire direct (5,3 contre 4,6 en clairière ombragée et 4,8 sous futaie). Sur *moder*, (pH 4,05 en moyenne) c'est au contraire, l'ensemble des clairières qui s'est distingué par des valeurs significativement plus élevées (moyenne 4,1) que sous futaie (3,9); mais ni l'ensoleillement, ni la couverture herbacée n'ont eu ici d'influence décisive.

4. *Rapport C/N*

Mesuré une seule fois en début de saison, le rapport C/N, plus faible sur *mull* (moyenne 15) que sur *moder* (moyenne 19,5), était plus faible en clairières dans le premier type d'humus, plus élevé, au contraire, dans le second, à l'exception de la station à *Calamagrostis* où il gardait la même valeur que sous futaie.

B. Activité biologique globale

Les taux de carbone minéralisé dans des échantillons de sol placés à 28°C pendant six semaines expriment l'activité biologique globale potentielle de la microflore. La figure 2 présente les résultats rapportés à la matière organique.

Des différences hautement significatives entre les moyennes des stations traduisent :

a) La plus grande activité de la microflore du *mull* (22,8 $^{0}/_{00}$ de la matière organique en moyenne) par rapport à celle du *moder* (13,2 $^{0}/_{00}$).

b) Une influence inhibitrice du clairiérage sur les deux types d'humus :

— Sur *mull*, l'activité est tombée de 28,4 $^{0}/_{00}$ dans les prélèvements de futaie, à 20,0 $^{0}/_{00}$ dans ceux de clairières; ces deux dernières stations n'étant pas significativement différentes.

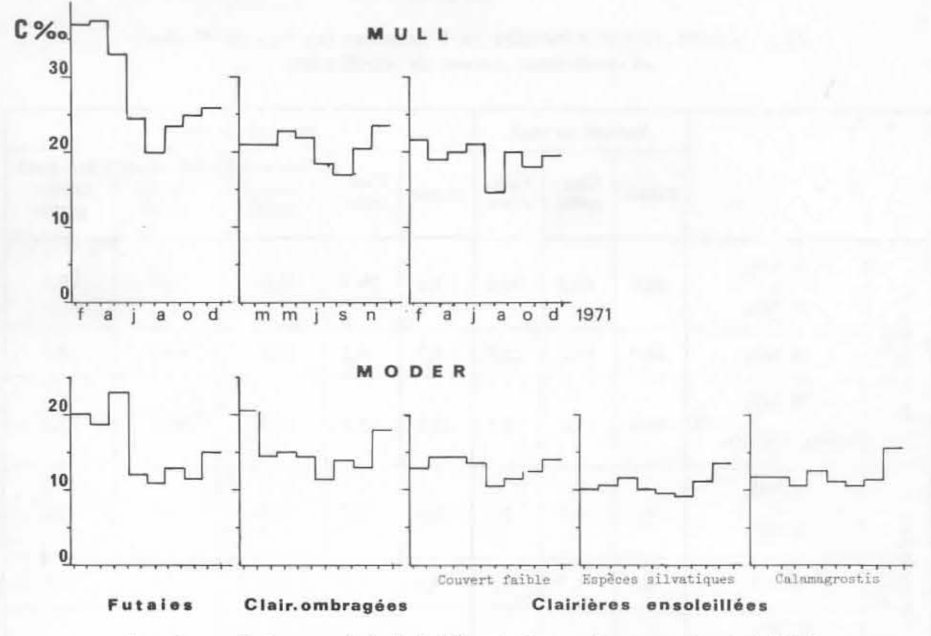


FIG. 2. — Carbone minéralisé ($^{0}/_{00}$ de la matière organique) à 28°C par périodes de six semaines.

— Sur *moder* l'activité était également réduite dans les échantillons de clairières : 12,6 $^{0}/_{00}$ contre 15,5 $^{0}/_{00}$ dans ceux de futaie; mais, à la différence de ce qui s'est passé sur *mull*, l'ensoleillement direct paraît avoir joué ici le rôle déterminant : la minéralisation potentielle du Carbone atteignait encore 15,1 $^{0}/_{00}$ de la matière organique en clairière ombragée alors qu'elle tombait à 11,8 $^{0}/_{00}$ en moyenne pour les trois stations ensoleillées. Aucune différence significative n'est apparue entre ces dernières stations.

c) La variation saisonnière de l'activité biologique potentielle qui passe par un maximum en hiver ou au début du printemps et par un minimum en été dans la plupart des stations.

C. Minéralisation de l'azote

Le tableau III indique les moyennes des taux d'azote minéralisé au cours de chacune des huit périodes de six semaines d'incubation (azote minéral global ($N.NH_4 + N.NO_3$) et azote nitrique, exprimés en pour mille de N total) ainsi que les coefficients moyens de nitrification, pour les deux conditions expérimentales : en étuve à 28°C et en boîtes *in situ.*

Tableau III

Taux moyens d'azote minéralisé en 6 semaines (en ‰ de N total) et coefficients moyens de nitrification

		Stations sur mull			Stations sur moder				
		Futaie	Clair. ombr.	Clair. ensol.	Futaie	Clair. ombr.	Clair. ensol. couvert faible	Clair. ensol. couvert dense	Clair. ensol. calamagrostis
Azote minéralisé in vitro	$N.NH_4 + N.NO_3$	49,6	40,3	30,0	23,6	29,3	33,0	22,9	29,4
	$N.NO_3$	44,3	31,2	22,9	8,7	9,2	12,9	14,7	18,2
	$\frac{N.NO_3}{N.NH_4 + N.NO_3} \times 100$	89,4	77,6	76,3	36,8	31,4	39,0	64,2	61,8
Azote minéralisé in situ	$N.NH_4 + N.NO_3$	8,2	9,3	5,7	6,6	5,5	4,3	3,2	5,2
	$N.NO_3$	6,5	8,3	4,3	4,1	1,9	2,8	2,4	4,5
	$\frac{N.NO_3}{N.NH_4 + N.NO_3} \times 100$	79,4	89,0	76,1	62,1	34,4	64,1	75,4	87,0

1. *Minéralisation en étuve*

La figure 3 traduit les taux d'azote minéral global et nitrique produit à chaque période par les échantillons de sol prélevés dans les différentes stations.

1° *L'ammonification*

Le taux d'azote minéral global ($N.NH_4 + N.NO_3$) libéré au cours d'une période d'incubation exprime l'intensité de l'ammonification nette, bien qu'une fraction de N ammonifié soit soumise à l'activité des nitrificateurs.

Des différences significatives existaient à cet égard entre les stations, montrant :

a) La supériorité du *mull* sur le *moder*; le premier a minéralisé en moyenne 40 $^0/_{00}$ de son azote total en six semaines et le second 27,2 $^0/_{00}$. On remarque

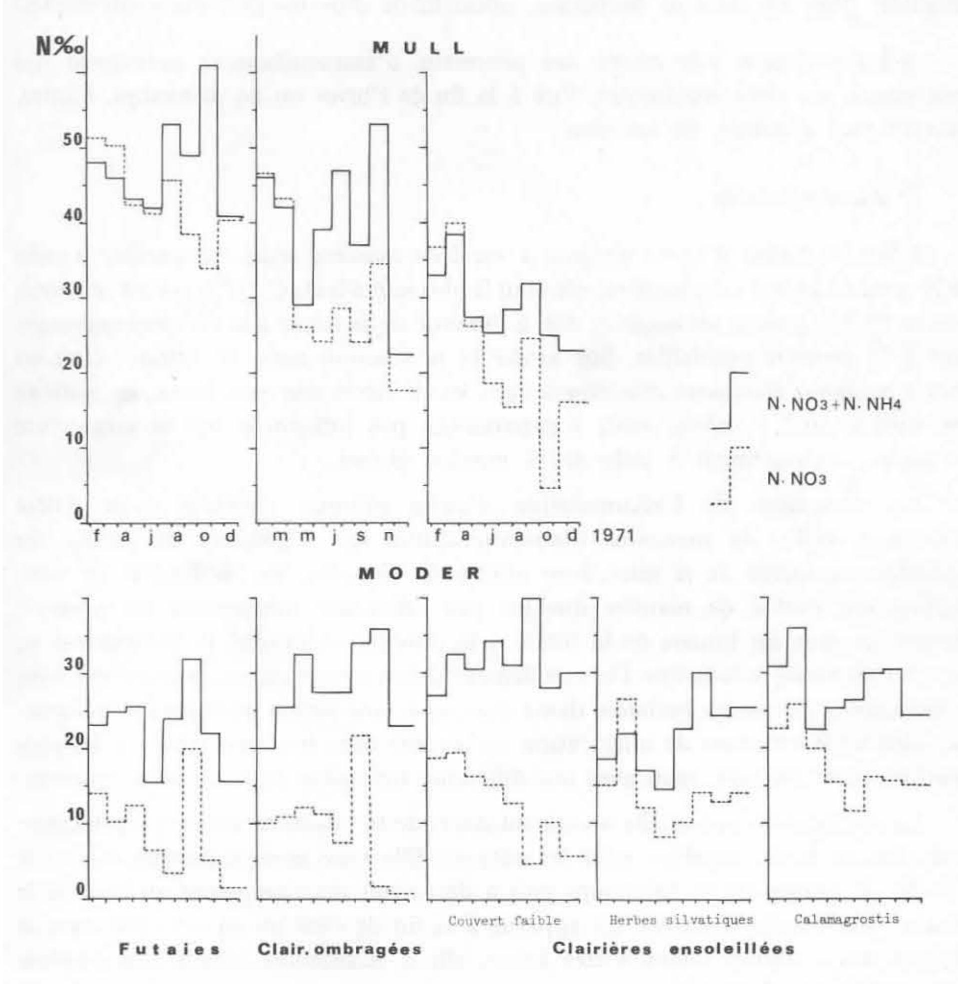


FIG. 3. — Azote minéralisé ($^0/_{00}$ de N total) à 28°C par périodes de six semaines.

cependant (tableau III) que si les productions d'azote minéral global variaient de plus du simple au double entre les échantillons prélevés sous futaies, la différence s'amenuisait considérablement pour ceux issus des clairières où elle pouvait même s'inverser.

b) Une influence de l'exposition différente d'un sol à l'autre : sur sol lessivé le clairiérage a entraîné un ralentissement de l'ammonification d'autant plus intense que le sol était soumis au rayonnement solaire direct. Sur néopodzol la minéralisation était au contraire stimulée dans les clairières; en situation ensoleillée cet effet, très prononcé en l'absence d'une couverture herbacée dense, est apparu très amoindri dans les stations herbeuses, notamment sous les graminées silvatiques.

c) La variation saisonnière des processus d'ammonification potentielle qui sont passés par deux maximums, l'un à la fin de l'hiver ou au printemps, l'autre, souvent plus accentué, en automne.

2° *La nitrification*

L'accumulation d'azote nitrique a varié de manière assez comparable à celle de N minéral global : sur *mull*, où elle était la plus importante (32,8 $^0/_{00}$ en six semaines contre 12,7 $^0/_{00}$ dans les *moders*), elle a diminué de la futaie à la clairière ombragée puis à la clairière ensoleillée. Sur *moder* la production nette de nitrates était au contraire significativement plus élevée dans les clairières que sous futaie, en stations ensoleillées qu'à l'ombre; mais n'apparaissait pas influencée par la couverture herbacée, contrairement à celle de N minéral global.

Les variations de l'accumulation d'azote nitrique semblent avoir reflété d'avantage celles du processus d'ammonification que l'influence du milieu sur l'activité potentielle de la microflore nitrifiante. En effet, les coefficients de nitrification ont évolué de manière quelque peu différente, notamment sur *moder* : diminuant dans cet humus de la futaie à la clairière ombragée, ils indiquaient ici un effet dépressif tandis que l'ensoleillement direct et surtout sa conjonction avec la présence d'une strate herbacée dense exerçaient une action nettement stimulante. Sur *mull* les coefficients de nitrification ont évolué dans le même sens que les productions de N nitrique, mais avec une différence très faible entre les deux clairières.

La nitrification potentielle a varié au cours de la saison de manière significative mais plus ou moins régulière selon les stations. Elle a été presque partout maximale à la fin de l'hiver ou au printemps puis a décru très nettement tout au long de la saison. Une reprise d'activité est apparue à la fin de l'été ou en automne dans la plupart des stations; toujours très brève, elle a néanmoins atteint une ampleur non négligeable dans certains prélèvements notamment ceux de *moder* en futaie et en clairière ombragée.

2. *Minéralisation in situ*

Les taux d'azote minéral global et nitrique produits durant chaque période de six semaines dans les différentes stations sont présentés par la figure 4.

1° *Ammonification*

L'intensité de l'ammonification, traduite par la production de N minéral global, était significativement plus élevée dans le *mull* (7,7 °/₀₀) que dans le *moder* (5,0 °/₀₀).

L'influence du clairiérage est apparue assez modérée, quel que soit le type d'humus. Sur *mull*, l'analyse statistique n'a révélé comme significative que la différence entre les deux clairières. Sur *moder* l'ensemble des stations s'est montré statistiquement homogène.

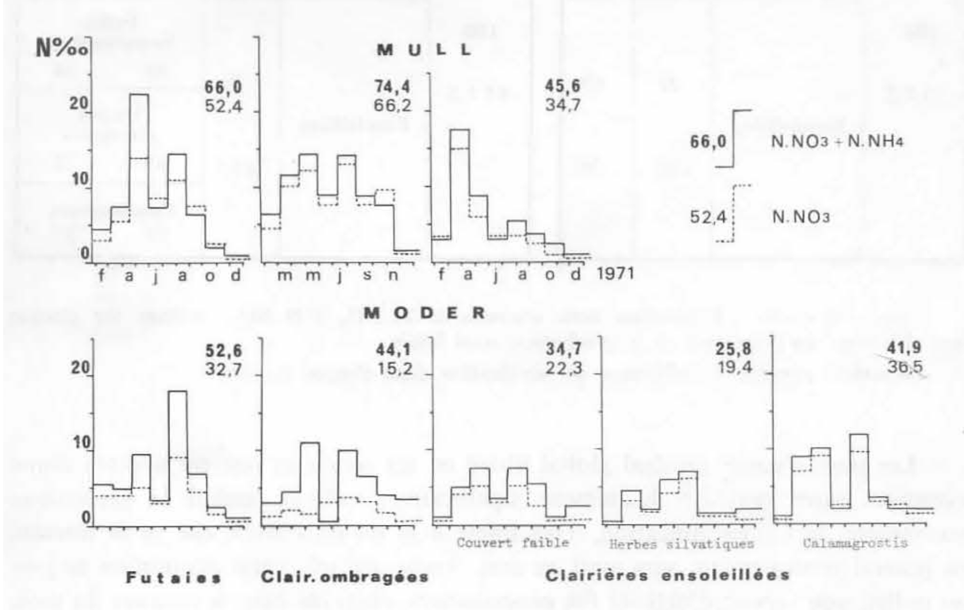


FIG. 4. — Azote minéralisé (°/₀₀ de N total) *in situ* par périodes de six semaines. Les chiffres dans les figures indiquent la production nette annuelle.

Si les quantités de N minéral libéré en six semaines variaient trop peu d'une station à l'autre pour que l'analyse statistique révèle des différences significatives, les totaux annuels (portés sur la figure 4) semblent bien traduire une influence de l'ensoleillement et de la nature du couvert herbacé : dans le *mull*, la production annuelle de N minéral, légèrement accrue en clairière ombragée, est tombée, en situation ensoleillée aux 2/3 de sa valeur sous futaie. Dans le *moder* le taux annuel d'azote minéralisé a diminué dans les clairières et en fonction de l'ensoleillement jusqu'à atteindre, sous les graminées silvatiques, moins de la moitié de sa valeur sous futaie. *Calamagrostis epigeios* a cependant exercé une influence favorable sur l'ammonification : sous cette espèce, la production annuelle s'est maintenue à une valeur comparable à celle de la clairière ombragée.

TABLEAU IV

Minéralisation annuelle de l'azote en clairières jeunes et âgées

a) mull

FUTAIE	CLAIRIERES	Jeunes	Agées
100 *75 ± 5*	Ombragées	69 *83*	113 *89*
	Ensoleillées	27 *120*	69 *76*

b) moder

FUTAIE	CLAIRIERES	Jeunes	Agées	
100 *65 ± 5*	Ombragées	86 *72*	84 *34*	
	Ensoleillées	76 *111*	Faible recouvrement	
			66	*64*
			Herbes silvatiques	
			49	*75*
			Calamagrostis	
			79	*87*

Caractères droits : Production nette annuelle de $N.NH_4 + N.NO_3$, évaluée sur chaque type d'humus, en pour cent de la production sous futaie.

Caractères penchés : Coefficient de nitrification dans chaque station.

Les taux d'azote minéral global libéré en six semaines ont été affectés d'une variation entre périodes hautement significative; celle-ci traduit la dynamique saisonnière de l'ammonification. Très faible à la fin de l'hiver, elle se fit intense, en général brusquement, vers avril ou mai. Après une très nette diminution en juin ou juillet, une reprise d'activité fut généralement observée dans le courant du mois d'août.

2° *Nitrification*

La production nette d'azote nitrique a évolué de manière assez comparable à celle d'azote minéral global.

— L'activité était deux fois plus grande dans le *mull* qui a nitrifié en moyenne 6,4 $^{0}/_{00}$ de son azote total en six semaines que dans le *moder* (3,1 $^{0}/_{00}$).

— L'influence du clairiérage apparaît faible si l'on compare les taux de N nitrique produit en six semaines : l'analyse statistique n'a révélé comme significative que la différence entre clairière ensoleillée et clairière ombragée sur *mull*. Là encore, la comparaison des totaux annuels (*fig.* 4) ferait apparaître, au moins sur *moder*, une influence du clairièrage et de la strate herbacée; mais il nous a paru plus justifié de juger celle-ci par les coefficients de nitrification (tableau III) qui

traduisent bien l'utilisation par la microflore nitrifiante de l'azote ammoniacal disponible : sur *mull* le clairiérage a influencé favorablement la nitrification dans la mesure où il n'a pas entraîné un ensoleillement direct du sol. Les effets inverses ont été observés sur *moder* où les coefficients de nitrification diminuaient de la futaie à la clairière ombragée pour augmenter en situation ensoleillée. En outre, la strate herbacée a joué ici un rôle important, conduisant à accroître encore le coefficient de nitrification qui a atteint sa valeur maximale sous *Calamagrostis epigeios* (1).

— L'évolution saisonnière de la nitrification est attestée par une variation hautement significative entre les taux d'azote nitrique accumulé à chaque période. Elle a généralement été comparable à celle de l'ammonification; toutefois (*fig.* 4), c'est en hiver et en été, quand la production d'azote minéral global s'amenuisait, que les coefficients de nitrification étaient les plus élevés.

3. *Utilisation de l'azote minéralisable par la microflore*

L'azote minéralisé *in situ* traduit l'activité réelle de la microflore et l'azote minéralisable en étuve est une expression de son activité potentielle. Leur rapport permet donc de juger de l'influence du milieu. Le tableau V présente, à l'échelle de l'année, ces rapports exprimés en pour cent de l'azote minéralisé à 28°C.

TABLEAU V

Azote minéralisé in situ *en un an exprimé en pour-cent de l'azote minéralisable en étuve à* 28°C

	MULL			MODER				
	Futaie	Clair. ombr.	Clair. ensol.	Futaie	Clair. ombr.	Clair. ensol. couvert faible	Clair. ensol. esp. silvat.	Clair. ensol. Calam.
$N.NO_3$	14,78	26,51	18,90	46,85	20,61	21,59	16,54	25,06
$N.NO_3$ $+N.NH_4$	16,64	22,80	18,96	27,81	18,22	13,16	14,07	17,82

(1) Nos observations sur l'influence de *Calamagrostis epigeios* peuvent être complétées par des résultats inédits aimablement communiqués par G. LEMEE, et provenant de deux secteurs d'une même clairière ancienne; l'un peuplé par *Calamagrostis epigeios*, l'autre, moins densément, par *Carex pilulifera* et *Polytrichum formosum*. Ils montrent nettement que la production de N minéral global et de N nitrique fut presque toujours plus élevée sous *Calamagrostis* que sous *Carex* et *Polytrichum*.

On voit que :

a) Les conditions de milieu ont assuré une meilleure expression des potentialités de la microflore nitrifiante dans les *moders* par rapport aux *mulls*. Au niveau de l'ammonification la différence était inversée mais très faible et probablement négligeable.

b) Le clairiérage a conduit à une meilleure utilisation de l'azote minéralisable dans le *mull*, notamment en situation ombragée. Sur *moder* les rapports étaient au contraire, plus faibles en clairières que sous futaie; les conditions les plus défavo-

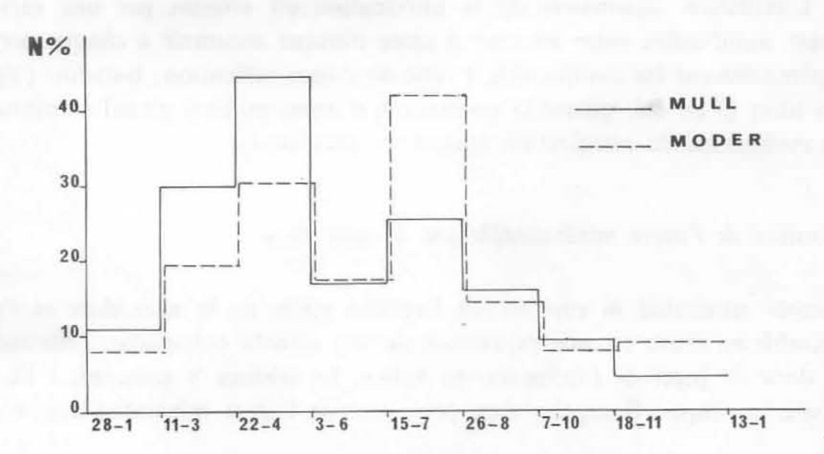


Fig. 5. — Utilisation de l'azote minéralisable au cours de l'année 1971 : rapports (en %) de N minéralisé *in situ* à N minéralisé à 28°C.

rables ont été réalisées en situation ensoleillée, sous couvert herbacé faible pour l'ammonification, sous espèces silvatiques denses pour la nitrification. *Calamagrostis epigeios* a, par contre, induit une utilisation de l'azote minéralisable plus importante, comparable à ce qu'elle était en clairière ombragée.

c) La consommation de N minéralisable a évolué au cours de la saison étudiée (*fig.* 5). Elle est passée par deux maximums; l'un au printemps, plus important dans le *mull* que dans le *moder*, l'autre à la fin de l'été, supérieur, au contraire, dans le second type d'humus.

4. *Perte en azote minéral du sol en place*

La teneur en azote minéral du sol en place résulte des apports, représentés principalement par la minéralisation nette, et des pertes, où le lessivage et l'absorption radiculaire jouent les rôles principaux. Ayant mesuré précédemment les apports par minéralisation, il nous a paru intéressant de présenter ici une évaluation des pertes en calculant, au terme de chaque période d'incubation, la différence entre

les taux d'azote minéral du sol en place hors des boîtes et dans les boîtes. Ces pertes, exprimées en parties par million de terre sèche (*fig.* 6), ont varié assez largement selon que l'on considère N nitrique, N ammoniacal ou la somme des deux; elles étaient généralement plus accentuées pour le premier que pour le second.

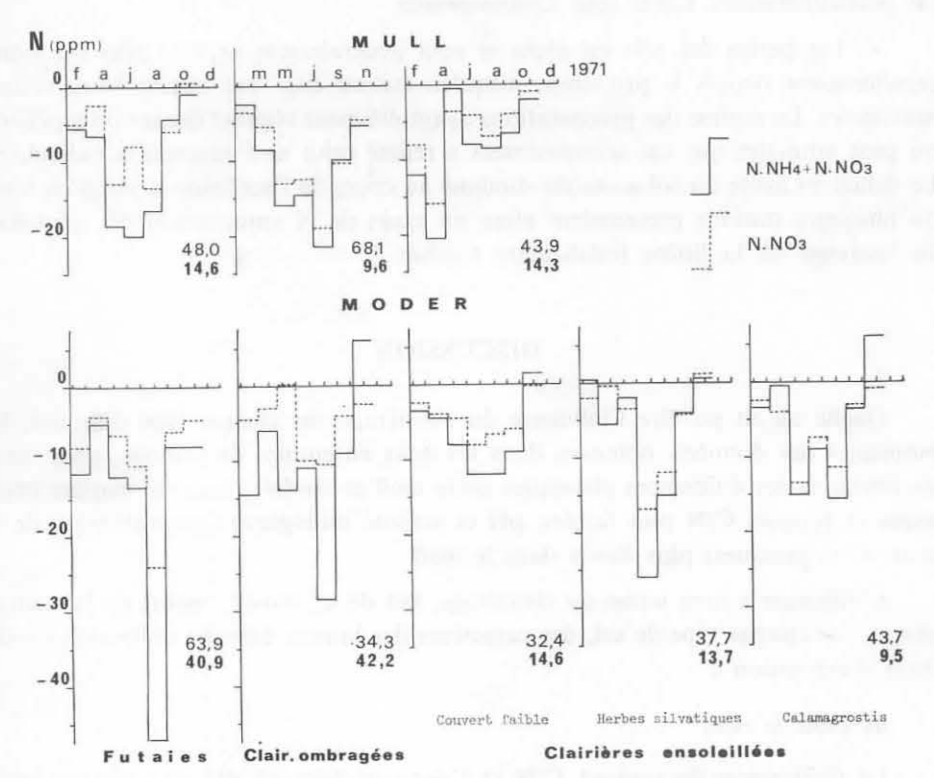


FIG. 6. — Pertes en azote minéral (en ppm de terre sèche) du sol en place du 28-1 au 18-11-1971 par périodes de six semaines. Les nombres sous les figures indiquent les pertes totales pour la période envisagée; 1) en $N.NO_3$; 2) en $N.NH_4$.

— A l'échelle de l'année les pertes en N minéral global furent comparables dans les deux types d'humus si l'on considère les moyennes de leurs stations (66 ppm dans le *mull* et dans le *moder*) mais le *mull* a perdu un peu plus de nitrates (53,3 ppm contre 42,1) et moins d'ammonium (12,8 ppm contre 24,1) que le *moder*.

— Sur *mull* le déficit en N minéral a été maximal dans la clairière ombragée où il a porté essentiellement sur les nitrates; il est demeuré très comparable sous futaie et en clairière ensoleillée. Rappelons que la clairière ombragée présentait la strate herbacée la plus dense, donc l'absorption radiculaire la plus élevée.

— Sur *moder* les pertes apparentes en N minéral global ont été très élevées sous futaie, probablement en raison du lacis superficiel très dense des racines d'arbres.

Elles ont diminué en clairière ombragée, plus encore en station ensoleillée à couvert faible, et ont augmenté légèrement dans les stations herbeuses. Le déficit en nitrates a suivi, en l'accusant, la même évolution. Celui en azote ammoniacal diminuait au contraire avec l'ensoleillement et avec l'accroissement du couvert herbacé, il fut particulièrement faible sous *Calamagrostis*.

— Les pertes des sols en azote se sont généralement accrues plus ou moins régulièrement depuis le printemps jusqu'en été où elles ont atteint leurs valeurs maximales. Le régime des précipitations ayant été assez régulier durant cette période on peut admettre que cet accroissement a reflété celui de l'absorption radiculaire. Le déficit en azote du sol a ensuite diminué au cours de l'automne et jusqu'en hiver où plusieurs stations présentaient alors un excès de N ammoniacal dû, peut-être, au lessivage de la litière fraîchement tombée.

DISCUSSION

Quelle qu'ait pu être l'influence du clairiérage sur chaque type d'humus, les moyennes des données, obtenues dans les deux ensembles de stations, permettent de retrouver les différences classiques entre *mull* et *moder* : taux de matière organique et rapport C/N plus faibles, pH et activité biologique (minéralisation de N et de C organiques) plus élevés dans le *mull*.

L'influence à long terme du clairiérage, but de ce travail, ressort de la comparaison, sur chaque type de sol, des caractères des humus dans les différentes conditions d'exposition :

a) Dans le mull

La diminution du rapport C/N et l'augmentation du pH en situation ensoleillée attestent encore, cinq années au moins après l'ouverture de la clairière, de l'amélioration de l'humus que l'on notait dans les stades jeunes (FAILLE, 1975). Mais, alors que le taux de matière organique s'élevait assez nettement dans les clairières récentes, il ne présente plus qu'un accroissement très faible dans les stades âgés. On peut donc penser que l'augmentation d'activité biologique qui était apparue dans les premiers temps du clairiérage a conduit à minéraliser activement la matière organique des clairières et à réduire la différence entre celles-ci et la futaie.

Dans les humus de clairières anciennes la minéralisation potentielle du carbone est nettement moins active que dans ceux de futaie. Ainsi, après avoir induit pendant deux ou trois ans une stimulation de l'activité potentielle globale de la microflore, l'ouverture d'une clairière provoque finalement dans le *mull*, comme dans le *moder*, mais plus tardivement, une réduction de cette activité. C'est également un ralentissement qui affecte la minéralisation potentielle de l'azote, effet d'autant plus accentué que le sol est soumis au rayonnement solaire direct. Nous assistons donc

dans les clairières anciennes à un épuisement simultané des substrats azotés et carbonés facilement métabolisables du *mull*.

Ainsi, le clairiérage, tout en permettant le maintien, voire une augmentation, du taux de matière organique totale, entraîne une diminution de la fraction facilement minéralisable. L'hypothèse d'un accroissement de la teneur en humus paraît plausible; elle sera contrôlée par le fractionnement de la matière organique et le dosage des composés humiques.

Tout en entraînant une diminution du taux des substrats azotés minéralisables, le clairiérage conduit, *in situ*, à une meilleure utilisation de ceux-ci par la microflore (tableau V). La résultante de ces deux tendances est : à l'ombre, un accroissement de la production nette d'azote minéral global et surtout nitrique; au soleil une diminution de cette production.

Il s'impose ici de comparer l'activité *in situ* en clairières anciennes et en clairières récentes. Le tableau IV *a* indique d'une part la production nette annuelle de $N.NH_4 + N.NO_3$ des clairières rapportée à celle de futaie, d'autre part les coefficients moyens de nitrification dans les différentes stations. Ces données, obtenues au cours de deux années, ne permettent certes pas une évaluation quantitative moyenne de la dynamique de la minéralisation; on peut néanmoins en dégager les principales tendances :

— En clairière ombragée l'ammonification diminue au cours des premières années puis se relève jusqu'à retrouver une intensité comparable à celle de la futaie. La fraction de $N.NH_4$ reprise par la nitrification augmente plus ou moins régulièrement avec le temps.

— En clairière ensoleillée, le ralentissement précoce de l'ammonification est beaucoup plus accentué qu'à l'ombre. La reprise ultérieure d'activité y est du même ordre de grandeur et ne semble donc pas permettre le retour à une intensité comparable à celle de la futaie. Très nettement stimulé au cours des premières années, le coefficient de nitrification a ensuite accusé une baisse d'amplitude comparable. Mais cette réduction de l'activité de nitrification est certainement due en grande partie aux conditions météorologiques très particulières de l'automne 1971 : la rareté des précipitations (à peine plus de 20 mm pour les deux mois de septembre et octobre) a entraîné un assèchement du sol plus accentué dans la station ensoleillée que dans les autres; l'intensité relative de la nitrification s'y est alors trouvée réduite (cf. *fig.* 4).

b) Dans le moder

Une faible baisse de la teneur en azote de la matière organique relève le rapport C/N, alors que le pH n'évolue guère. La variabilité de ces caractères demeure faible, du même ordre qu'en clairières récentes. Cependant, *Calamagrostis epigeios* semble avoir joué là un rôle favorable, en maintenant la teneur en azote et en contribuant à l'augmentation du pH.

Comme dans les clairières récentes, le taux de matière organique diminue dans la clairière ensoleillée à couvert faible et sous *Calamagrostis*. Mais en situation ombragée et sous les espèces silvatiques denses, on note au contraire un accroissement. Celui-ci résulte probablement de deux ensembles de faits : d'une part, un apport important de matière organique fraîche résultant de la production herbacée pour l'une des stations, de l'accumulation locale de litière de hêtre pour l'autre; d'autre part, de la réduction de l'activité minéralisatrice que nous observions déjà en clairières récentes et qui semble bien se poursuivre. L'activité biologique potentielle est en effet ralentie dans les clairières et d'autant plus faible que le sol est soumis au rayonnement solaire direct. Cependant la strate herbacée semble jouer là un rôle important, les herbes silvatiques accusant l'effet dépressif et *Calamagrostis epigeios* tendant à le tempérer.

La minéralisation potentielle de l'azote est influencée par le clairiérage ancien de manière comparable à ce que nous observions en clairières récentes : il y a activation de l'ammonification et de la nitrification de la futaie à la clairière ombragée puis à la clairière ensoleillée à couvert faible. Dans les autres stations ensoleillées le rôle de la strate herbacée est décisif, conduisant à une dépression de l'ammonification et à une stimulation de la nitrification. Le coefficient de nitrification traduit nettement l'effet stimulant des herbes.

Le clairiérage a donc provoqué un léger accroissement des réserves du *moder* en azote facilement minéralisable. Mais il a conduit simultanément à une utilisation moindre de ces réserves dans les conditions naturelles, de sorte que la production nette de N minéral *in situ* diminue dans les clairières et sous l'effet de l'ensoleillement direct. Là encore la strate herbacée joue un rôle important, notamment *Calamagrostis epigeios* sous lequel cette production se relève nettement et où le coefficient de nitrification est à son maximum.

Si, comme nous l'avons fait pour le *mull*, on compare l'activité minéralisatrice *in situ* en clairières anciennes et récentes (tableau IV *b*), on peut dégager les tendances suivantes :

— En clairière ombragée, l'ammonification est légèrement ralentie dès les premières années du clairiérage et se maintient ensuite à une intensité relative sensiblement constante. Le coefficient de nitrification, d'abord peu influencé, diminue ensuite nettement.

— En clairière ensoleillée, la production de $N.NH_3 + N.NO_4$ s'infléchit progressivement. Cet effet dépressif serait accentué sous *Festuca heterophylla*, supprimé, au contraire, sous *Calamagrostis epigeios*.

La fraction de $N.NH_4$ reprise par la nitrification s'accroît considérablement au cours des premières années; elle retrouve ensuite une valeur comparable à celle

de la futaie, ne se maintenant à un taux élevé que sous une couverture herbacée dense, notamment de *Calamagrostis*.

En conclusion, après une courte période d'active minéralisation qui, en accord avec DUCHAUFOUR (1953) nous est apparue être la conséquence immédiate du clairiérage, l'évolution des humus semble bien liée à la qualité même de ceux-ci par l'intermédiaire de la strate herbacée dont elle permet le développement.

Sur *mull*, l'accroissement du rayonnement énergétique conduit au développement abondant des graminées silvatiques du *Fagatalia* (*Brachypodium silvaticum* et *Melica uniflora*) dont LEMEE (1975) a bien mis en évidence sous futaie l'influence favorable. Ces espèces, par apport de matière organique facilement décomposable et par effet rhizosphère, maintiennent dans l'humus un haut niveau d'activité biologique. Cette activité se traduit d'abord (FAILLE, 1975) par une augmentation du taux de matière organique et une amélioration de la qualité chimique de l'humus. Elle s'accompagne certainement de processus de réorganisation de l'azote et d'humification qui conduisent en quelques années à une réduction du taux des substrats aisément métabolisables. Cependant la minéralisation de l'azote *in situ* devient plus active. Ces deux phénomènes conduisent alors à envisager une accélération de cette phase du cycle de la matière et de l'énergie dans les clairières du *Fagetalia*. Bien qu'un ensoleillement intense, entraînant un assèchement notable du sol en période de faibles précipitations, soit susceptible de freiner l'activité biologique, ces conditions, exceptionnelles, n'ont pas contrarié le processus d'amélioration de l'humus en clairière ensoleillée.

Le *moder*, humus peu actif, ne permet que le développement lent d'espèces acidiphiles (*Polytrichum formosum*, *Carex pilulifera* et, éventuellement, *Festuca heterophylla*) à la suite de l'ouverture d'une clairière. La minéralisation précoce de la matière organique, non compensée par des apports nouveaux, conduit très vite à une réduction du taux des substrats métabolisables qui déprime l'activité biologique. La minéralisation de l'azote se poursuit cependant activement pendant quelques années, entraînant des pertes en cet élément et l'augmentation du rapport C/N. L'évolution ultérieure paraît alors conditionnée par le développement de la couverture herbacée : sous *Polytrichum formosum* et *Carex pilulifera*, espèces les plus fréquentes, la dégradation de l'humus se poursuit lentement avec augmentation du rapport C/N et réduction de l'activité biologique. *Festuca heterophylla* dont les peuplements parfois denses fournissent un apport appréciable de matière organique, stimule légèrement la nitrification, mais ne semble pas modifier la dynamique de l'évolution de l'humus. Par contre, le développement d'une plage de *Calamagrostis epigeios* apparaît comme un élément favorable, évitant l'élévation du rapport C/N et favorisant nettement l'activité biologique.

Le rôle de cette espèce dans la dynamique du sol de l'association du *Luzulo Fagion* paraît donc mériter une étude approfondie.

BIBLIOGRAPHIE

DROUINEAU G., GOUNY P., 1947. — Contribution à l'étude du dosage de l'azote nitrique par la méthode de DEWARDA. *Ann. Agr.*, **17**, 154-164.

DUCHAUFOUR P., 1953. — De l'influence de la chaleur et des radiations sur l'activation de l'humus forestier. *R.F.F.*, **5**, 204-212.

FAILLE A., 1975. — Recherches sur les écosystèmes des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. V. Évolution à court terme des humus à la suite de l'ouverture de clairières. *Œcol. Plant.*, **10** (1), 77-96.

LEMEE G., 1966. — Sur l'intérêt écologique des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **113**, 305-323.

LEMEE G., 1967. — Investigations sur la minéralisation de l'azote et son évolution annuelle dans des humus forestiers *in situ*. *Œcol. Plant.*, **2**, 285-324.

LEMEE G., 1975. — Influence du peuplement gramineen forestier sur les caractères de l'activité biologique d'un *mull* acide. *Rev. Écol. et Biol. du Sol*, **12**, 157-167.